

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТЬЕВ И ПЛОДОВ MALOIDEAE (ROSACEAE): а.МИКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТНЫХ ТКАНЕЙ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-105-112

УДК 581.82:581.47:582.734.3

Поступление/Received: 19.11.2018

Принято/Accepted: 06.03.2019

Т. Х. КУМАХОВА¹, А. С. ВОРОНКОВ², А. В. БАБОША³,
А. С. РЯБЧЕНКО³¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева, 127550 Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; ✉ tkumachova@yandex.ru² Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН, 127276 Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, 35; ✉ voronkov_as@mail.ru³ Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, 127276 Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, 4; ✉ phimmunitet@yandex.ru

MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF LEAVES AND FRUITS IN MALOIDEAE (ROSACEAE): а. MICROSTRUCTURE OF SURFACE TISSUES

Т. Х. КУМАХОВА¹, А. С. ВОРОНКОВ², А. В. БАБОША³,
А. С. РЯБЧЕНКО³¹ Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy, 49 Timiryazevskaya St., Moscow 127550, Russia; ✉ tkumachova@yandex.ru² Timiryazev Institute of Plant Physiology, 35 Botanicheskaya St., Moscow 127276, Russia; ✉ voronkov_as@mail.ru³ N. V. Tsitsin Main Botanical Garden, 4 Botanicheskaya St., Moscow 127276, Russia; ✉ phimmunitet@yandex.ru

Актуальность. Эпидерма – система разнообразных по структуре и функциям клеток (основные, устьичные, трихомы), составляющих первичную покровную ткань. Особенности тонкого строения эпидермы представителей п/сем. Maloideae Werber (Rosaceae Juss.) важны для понимания освоения ими разнообразных мест обитания, в частности горных биоагроценозов с довольно суровыми, зачастую стрессовыми условиями. **Объект.** Модельными объектами для исследования были представители четырех родов п/сем. Maloideae – *Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L., *Cydonia oblonga* Mill., *Mespilus germanica* L. **Материалы и методы.** Зрелые листья и плоды отбирали из средней части кроны трех модельных деревьев каждого вида. Образцы изучали методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) с замораживающей приставкой. **Результаты.** Установлено, что листья Maloideae гипостоматные, при этом абаксиальная (нижняя) эпидерма полифункциональная. К поверхностным структурам можно отнести образования кутикулярной природы: перистоматические кольца и валики, а также радиально простирающиеся складки, образующие специфический микрорельеф. Адаксиальная (верхняя) и абаксиальная поверхности различаются не только особенностями строения, но и спецификой организации микрорельефа. Видоспецифические признаки выявлены и в строении поверхностных тканей плодов изученных представителей. В отличие от плодов других исследованных представителей, у *M. germanica* нет сплошного радиального покрова и восковых отложений; большая часть поверхности зрелого плода покрыта перидермой с отшелушивающимся пробковым слоем. При исследовании поверхности плодов *C. oblonga* обнаружены аналогичные листовым многочисленными крупными устьица с перистоматическими кольцами и валиками кутикулярной природы. **Заключение.** Поверхностные структуры листьев и плодов Maloideae включают образования кутикулярной природы, имеющие разную специфику формирования микрорельефа, обусловленную функциональной нагрузкой эпидермальной ткани и условиями внешней среды. Они также могут участвовать в формировании устойчивости к биотическим стрессорам. Полученные данные об особенностях тонкого строения поверхностных тканей представляют интерес для прикладных и теоретических исследований, прежде всего экологических и ботанических, касающихся таксономических вопросов.

Ключевые слова: айва, груша, мушмула, яблоня, эпидерма, гиподерма

Background. The formation of cover tissues (epidermis, cork), providing a connection with the environment, in the evolution of flowering plants was one of the main consequences of the transition to life on earth. The epidermis, which emerged as a device for protecting deeper underlying tissues from drying, subsequently acquired additional functions (participation in gas exchange and transpiration, absorption and isolation of certain substances as well as protection from the penetration of pathogens) and became a multifunctional tissue consisting of several types of cells (basic, stomatal, and trichomes). Features of the fine structure of the epidermis are of interest in representatives of the subfamily Maloideae Werber (Rosaceae Juss.), which grow, *inter alia* in mountain agrobiocenoses with their rather harsh conditions. They extended their area of distribution to various habitats due to the development of structural adaptations that play an important role in the formation of resistance to stressors of different etiologies. **Objective.** Representatives of 4 genera were chosen as model objects from subfam. Maloideae for the study: *Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L., *Cydonia oblonga* Mill., and *Mespilus germanica* L. **Materials and methods.** Mature leaves and fruits were selected from the middle part of the crown of three model trees of each species. The samples were studied by scanning electron microscopy (SEM), with a freezing attachment. **Results.** Leaves of Maloideae were found to be hypostomatic, while the abaxial (lower) epidermis is multifunctional: it performs a barrier function together with the cuticle. Formation of the cuticular nature can be attributed to the surface structures: peristomatic rings and ridges as well as radially extending folds, all forming a specific microrelief. The adaxial (upper) and abaxial surfaces clearly differ not only in the features of the structure, but also in the specificity of the microrelief's arrangement. Species-specific traits were also found in the structure of the surface tissue of the pericarp. *M. germanica*, unlike the other species, does not have a continuous cuticular cover and wax deposits: most of a mature fruit's surface is covered with a peeling cork layer. In the study of the surface of *C. oblonga* fruits, numerous rather large stomata with peristomatic rings and cuticular cushions were found similar to those in leaves. **Conclusion.** Surface structures of leaves and fruits in subfam. Maloideae include formations of cuticular nature, with different specificities of microrelief shaping due to the functional load of the epidermal tissue and environmental conditions. They can also be involved in building resistance to biotic stressors. The obtained data on the features of the fine structure of surface tissues are of interest for applied and theoretical studies, especially environmental and botanical, relating to taxonomic issues.

Key words: quince, pear, medlar, apple-tree, epidermis, hypoderm

Введение

В состав подсемейства Яблоневые (Maloideae Werber, syn. Pomoideae Focke; Rosaceae Juss.) входят ценные плодовые растения: груша (*Pyrus* L.), яблоня (*Malus* Mill.), айва (*Cydonia* Mill.), мушмула (*Mespilus* L.) и другие, широко распространенные во многих эколого-географических зонах северного полушария (Kamelin, 2006), которые являются основой садоводства в умеренной зоне и субтропиках.

Особенностью Maloideae являются плоды, называемые яблоками – сборные листовки или костяноковидные карпеллы, обросшие видоизмененным гипантием. Большая (сочная) часть околоплодника яблока образована за счет суккулентизации тканей гипантия (Levina, 1987; Kumachova, 2003; Kamelin, 2006).

По практической значимости среди Maloideae ведущее место занимают яблоня и груша. Их плоды обладают высокими вкусовыми и технологическими качествами, богаты витаминами, органическими кислотами, микроэлементами и другими веществами. Наряду с высокими витаминными качествами их плоды обладают хорошими антиоксидантными свойствами. По своим полезным качествам в последние годы к перспективным представителям подсемейства относят айву и мушмулу, особенно для южных регионов России (Baskakova, 2017). Между тем, до настоящего времени мало внимания уделялось исследованию поверхности листьев и плодов этих растений, особенностей их строения в различных условиях среды. При этом развитие плодовых культур в различных климатических условиях давно привлекало внимание многих исследователей (Atsii, 1959; Kashtanov et al., 1994; Kolomeychenko et al., 2000).

В связи с вышеизложенным, целью данной работы было изучение микроструктурных особенностей поверхностных тканей листьев и плодов представителей четырех родов Maloideae (*Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*, *Mespilus*), произрастающих в горных биоагроценозах Северного Кавказа.

Материалы и методы

Для исследования микроструктуры поверхности в качестве модельных объектов были выбраны листья и плоды *Malus domestica* Borkh. (сорта 'Ренет Симиренко', 'Мелба'), *Pyrus communis* L. (сорта 'Нарт', 'Кабардинка'), *Cydonia oblonga* Mill., а также дикорастущей *Mespilus germanica* L., произрастающие в центральной части предгорий Северного Кавказа, в частности в Кабардино-Балкарии.

Образцы (зрелые листья и плоды на стадии съёмной зрелости) были собраны в трехкратной повторности из средней части кроны трех модельных деревьев в опытных и коллекционных посадках Северо-Кавказского научно-исследовательского института горного и предгорного садоводства (г. Нальчик, Затишьянский опытный полигон ФГБНУ СевКавНИИГиПС), а также в степной, предгорной и горной зонах (*C. oblonga* – в частных посадках; *M. germanica* – Баксанское и Черекское ущелье).

В Кабардино-Балкарии горы занимают 51% от всей территории республики. В связи с четко выраженной вертикальной поясностью, горные экосистемы существенно отличаются от равнинных. Поэтому территория республики, как и всего Северного Кавказа, по почвенно-климатическим условиям подразделяется на три экологические зоны: степную (равнинную), предгорную и горную, которые характеризуются большим разнообразием климата (от континентального жаркого на равнине до холодного в горах) (Shidakov, 1961).

Степная (равнинная) зона расположена на высоте 200–450 м н. у. м. Климат в этой зоне жаркий, засушливый, с

неустойчивым увлажнением. Часто наблюдаются длительные суховеи (за вегетационный период – 70 дней). Среднесуточная температура в июле – 24,6°C, максимальная в отдельные годы может доходить до 42,0°C. Почва под плодовыми насаждениями представлена в основном мощными слабо выщелоченными и карбонатными черноземами; она весьма благоприятна для культивирования яблоневых.

Предгорная экологическая зона расположена на высоте 450–550 м н. у. м. Зона умеренно жаркая, однако отмечаются суховеи (35–40 дней за вегетационный период). Среднесуточная температура в июле – 21,9°C, максимальная в отдельные годы может доходить до 39,0°C. В этой зоне расположены основные массивы яблоневых насаждений, поскольку хорошее увлажнение и достаточное количество тепла благоприятствуют возделыванию лучших сортов зарубежной и отечественной селекции. При этом большинство сортов высокопродуктивные, их плоды с хорошими товарными и потребительскими качествами.

Горная экологическая зона, подразделяется на две подзоны: лесогорную (550–800 м н. у. м.) и горностепную (900–1800 м н. у. м.). Лесогорная подзона в основном теплая, степень увлажнения высокая. Наблюдаются кратковременные (10–15 дней) суховеи. Горностепная – умеренно прохладная (среднесуточная температура воздуха в июле – 15,6°C), характеризуется большим количеством ясных солнечных дней и высокой инсоляцией. Отмечаются кратковременные суховеи (около 8 дней).

Зрелые листья собирали 01.06 – 15.06, плоды – на стадии съёмной зрелости: 30.06 – 15.07 – раннеспелые сорта и 28.09 – 25.10 – позднеспелые.

Микроструктуру поверхности листьев и плодов изучали с использованием сканирующей электронной микроскопии на замороженных образцах (криоСЭМ). Фрагменты свежесобранного листа (1 см²) вырезали из средней части между главной жилкой и краем пластинки, а фрагменты свежесобранных плодов – в области экватора плода на одинаковом расстоянии от долей чашечки и плодоножки. Образцы помещали на столик и просматривали в режиме высокого вакуума при –30°C с помощью сканирующего электронного микроскопа LEO – 1430 VP (Carl Zeiss), оборудованного замораживающей приставкой Deben CoolStage. Микрографии обрабатывали в программе CorelDRAW X6.

Результаты и обсуждение

Микроструктура поверхности листьев. Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) удалось установить, что листья всех изученных представителей Maloideae (*M. domestica*, *P. communis*, *C. oblonga* и *M. germanica*) гипостоматные, многочисленные устьица расположены на нижней (абаксиальной) стороне поверхности пластинки (рис. 1, в–ж, к, м, н). Устьица – обычного строения, которое характерно для большинства цветковых растений. Покровная ткань представлена эпидермой. На верхней (адаксиальной) стороне пластинки эпидерма монофункциональная, она составлена только из однотипных покровных клеток (рис. 1, а, б, з, и, л). Нижняя эпидерма полифункциональная, она представлена несколькими типами клеток: собственно покровными, устьичными клетками и клетками образующими волоски или трихомы (рис. 1, в–ж, к, м, н). Следовательно, абаксиальная эпидерма наряду с защитной функцией внутренних тканей осуществляет газообмен и транспирацию, а также участвует в выделении некоторых веществ.

Для поверхности эпидермы, как верхней, так и нижней, характерен складчатый микрорельеф кутикулярной природы (рис. 1, а–н). На адаксиальной стороне кутикулярные

складки у представителей *Malus* (сорт 'Ренет Симиренко'), *Cydonia* и *Mespilus* очень мощные, извилистые, располагаются густыми параллельными рядами (микротяжами), простирающимися по всей длине эпидермы, либо переплетаются между собой над поверхностью эпидермы, образуя слегка приподнятые сетчатые структуры (рис. 1, а, и, л). Длина складок и их высота неодинаковы: имеются более мелкие и крупные, более короткие и длинные. В большинстве случаев длина кутикулярных тяжей на поверхности всех изученных листьев практически соответствует размеру самой эпидермальной клетки, и между складками имеются более плоские узкие нерельефные участки. У со-

ртов 'Мелба' (*Malus*), 'Нарт' и 'Кабардинка' (*Pyrus*) складки на адаксиальной поверхности пластинки выражены довольно слабо.

Кутикулярные образования на абаксиальной поверхности пластинки сильнее выражены в области устьиц и оснований трихом, при этом складки имеют видоспецифический характер. Например, на листьях *C. oblonga* и *M. germanica* складки в области устьиц имеют вид хорошо выраженных перистоматических колец, опоясывающих замыкающие клетки (рис. 1, к, н). На листьях представителей *M. domestica* (сортов 'Ренет Симиренко' и 'Мелба') кутикулярные складки в основном располагаются параллель-

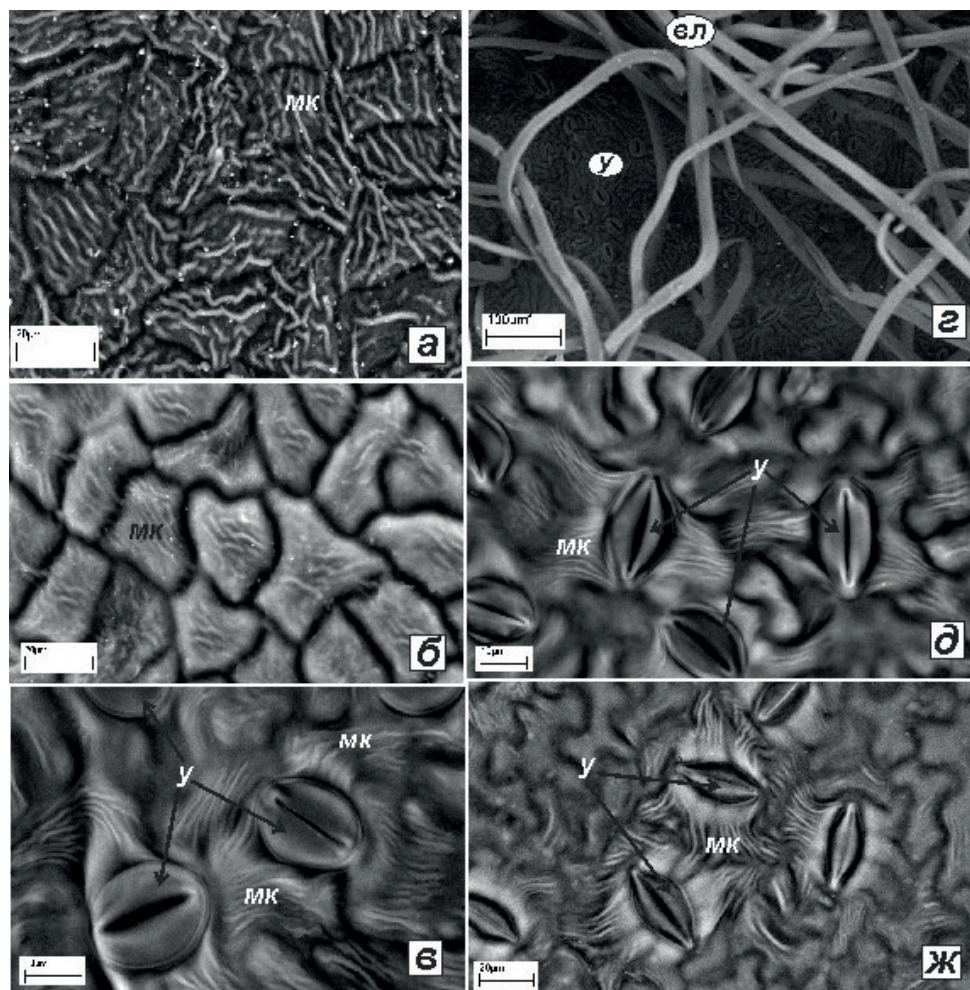


Рис. 1. Фрагменты поверхности листьев Maloideae в СЭМ: а-д – *Malus domestica* Borkh.

(а, б – кутикулярная складчатость на адаксиальной эпидерме сортов 'Ренет Симиренко' и 'Мелба'; в-д – абаксиальная эпидерма с устьицами и микротяжами сортов 'Ренет Симиренко' и 'Мелба'; з – многочисленные волоски и устьица на абаксиальной стороне пластинки сорта 'Мелба'); ж, з – *Pyrus communis* L. (ж – абаксиальная сторона пластинки с устьицами, з – адаксиальная); и, к – *Cydonia oblonga* Mill. (и – кутикулярная складчатость на адаксиальной стороне пластинки; к – устьица с перистоматическими кольцами); л-н – *Mespilus germanica* L. (л – кутикулярная складчатость на адаксиальной стороне пластинки; м – абаксиальная сторона пластинки, многочисленные устьица и волоски; н – абаксиальная сторона пластинки, устьица с перистоматическими кольцами и микротяжами).

Обозначения: вл – волоски, мк – микротяжи, пк – перистоматические кольца; у – устьица

Fig. 1. Fragments of the surface of leaves from Maloideae under SEM: а-д – *Malus domestica* Borkh.

(а, б – cuticular folds on the adaxial epidermis, cvs. 'Renet Simirenko' and 'Melba'; в-д – abaxial epidermis with stomata and microstrands, cvs. 'Renet Simirenko' and 'Melba'; з – numerous hairs and stomata on the abaxial side of the lamina, cv. 'Melba'); ж, з – *Pyrus communis* L. (ж – abaxial side of the lamina with stomata; з – adaxial side); и, к – *Cydonia oblonga* Mill. (и – cuticular folds on the adaxial side of the lamina; к – stomata with peristomatic rings); л-н – *Mespilus germanica* L. (л – cuticular folds on the adaxial side of the lamina; м – abaxial side of the lamina, numerous stomata and hairs; н – abaxial side of the lamina, stomata with peristomatic rings and microstrands).

Keys: вл – hairs, мк – microstrands, пк – peristomatic rings, у – stomata

продолжение рис. 1.

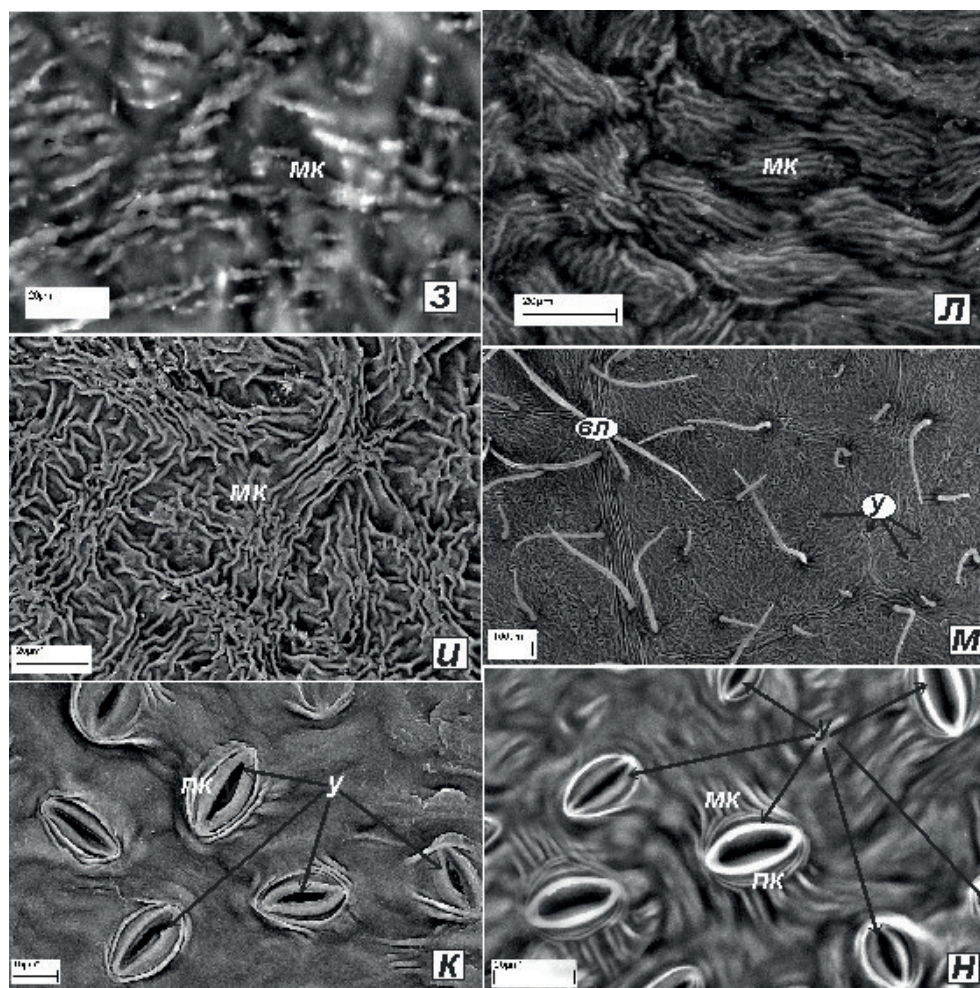


Рис. 1. Фрагменты поверхности листьев Maloideae в СЭМ: а-д – *Malus domestica* Borkh.

(а, б – кутикулярная складчатость на адаксиальной эпидермисе сортов ‘Ренет Симиренко’ и ‘Мелба’; в-д – абаксиальная эпидермис с устьицами и микротряжами сортов ‘Ренет Симиренко’ и ‘Мелба’; з – многочисленные волоски и устьица на абаксиальной стороне пластинки сорта ‘Мелба’); ж, з – *Pyrus communis* L. (ж – абаксиальная сторона пластинки с устьицами, з – адаксиальная); и, к – *Cydonia oblonga* Mill. (и – кутикулярная складчатость на адаксиальной стороне пластинки; к – устьица с перистоматическими кольцами); л-н – *Mespilus germanica* L. (л – кутикулярная складчатость на адаксиальной стороне пластинки; м – абаксиальная сторона пластинки, многочисленные устьица и волоски; н – абаксиальная сторона пластинки, устьица с перистоматическими кольцами и микротряжами).
Обозначения: вл – волоски, МК – микротряжи, пк – перистоматические кольца, у – устьица

Fig. 1. Fragments of the surface of leaves from Maloideae under SEM: а-д – *Malus domestica* Borkh.

(а, б – cuticular folds on the adaxial epidermis, cvs. ‘Renet Simirenko’ and ‘Melba’; в-д – abaxial epidermis with stomata and microstrands, cvs. ‘Renet Simirenko’ and ‘Melba’; з – numerous hairs and stomata on the abaxial side of the lamina, cv. ‘Melba’); ж, з – *Pyrus communis* L. (ж – abaxial side of the lamina with stomata; з – adaxial side); и, к – *Cydonia oblonga* Mill. (и – cuticular folds on the adaxial side of the lamina; к – stomata with peristomatic rings); л-н – *Mespilus germanica* L. (л – cuticular folds on the adaxial side of the lamina; м – abaxial side of the lamina, numerous stomata and hairs; н – abaxial side of the lamina, stomata with peristomatic rings and microstrands).
Keys: вл – hairs, МК – microstrands, пк – peristomatic rings, у – stomata

ными рядами в виде отдельных пучков (2–6 и более) по всей поверхности эпидермы или поверх границы нескольких клеток, соединяя их в единую структурно-функциональную систему, и они довольно длинные (рис. 1, в, д). У обоих представителей *P. communis* складчатость на абаксиальной эпидермисе также хорошо выражена, но микротряжи короткие и толстые (рис. 1, ж).

Формирование специфического микрорельефа на поверхности эпидермы листьев цветковых растений описано в ряде работ (Kochetov, Kochetova, 1982; Ganeva, Uzunova, 2010; Pautov, 2011, Pautov et al., 2014; Stace, 1965, 1984; Dilcher, 1974; Wu Nan, 1985). По мнению некоторых авторов, кути-

кулярные складки в области устьиц способствуют регуляции устьичных движений, препятствуя гидропассивному открыванию замыкающих клеток (Pautov, 2011, Pautov et al., 2014). Устьичным кутикулярным образованиям, формирующим единую структурно-функциональную систему, авторы также приписывают механическую роль при изменениях апертуры устьичных клеток. Согласно другим данным, кутикула растений способна неограниченно расти вместе с растущей эпидермой; зачастую эта скорость значительно опережает таковую эпидермы, что создает складки на поверхности клеток (Strasburger et al., 2007). Кутикулярная складчатость, по их мнению, уменьшает смачиваемость,

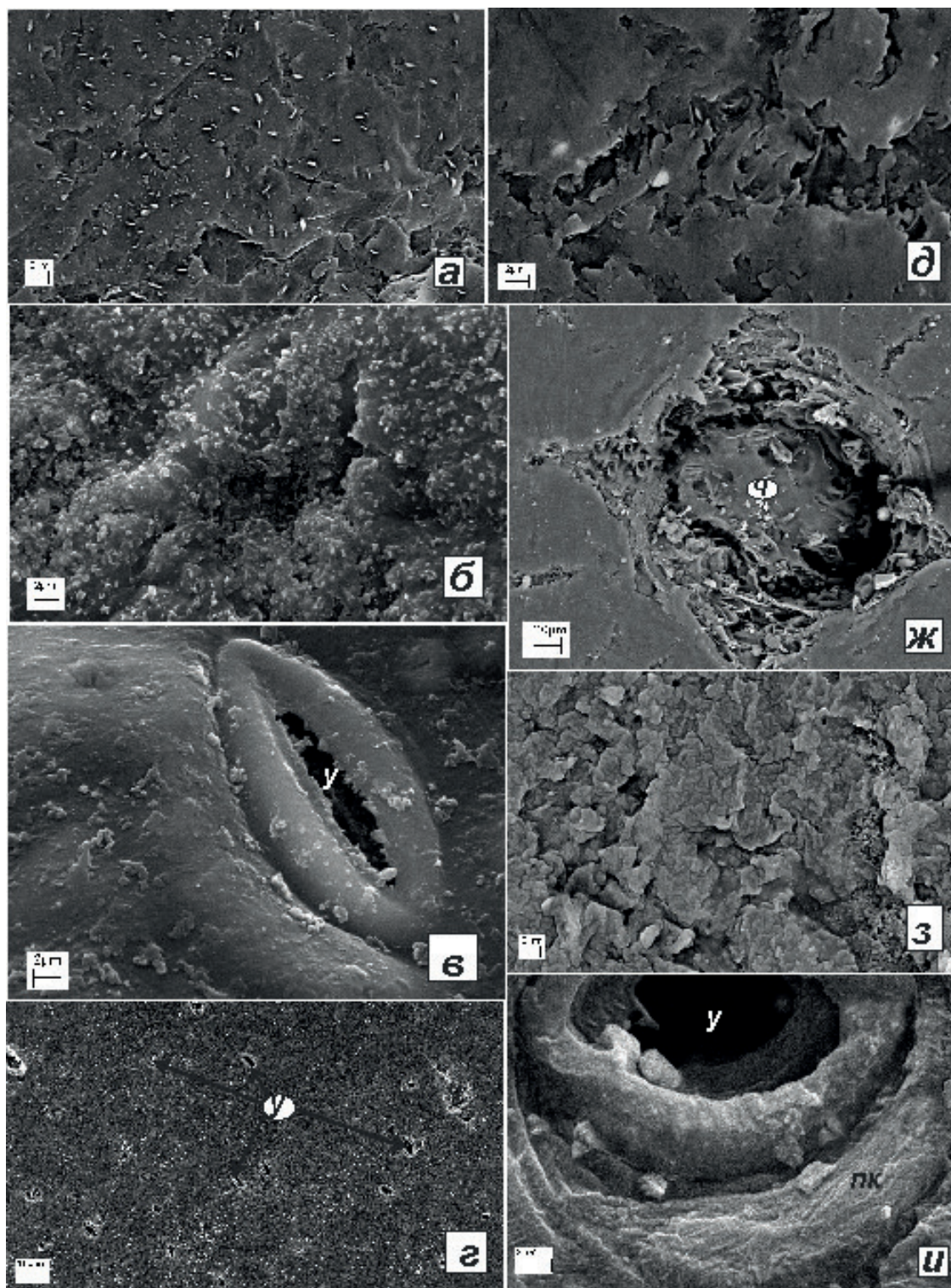


Рис. 2. Фрагменты поверхности плодов Maloideae в СЭМ: а-в – *Malus domestica* Borkh.

(а, б, в – общий вид с восковыми и кутикулярными отложениями и устьице на поверхности плодов сортов ‘Ренет Симиренко’ и ‘Мелба’); д, жс – *Pyrus communis* L. (д – общий вид; жс – чечевичка на поверхности плода); з, з', у – *Cydonia oblonga* Mill. (з – общий вид; з' – многочисленные устьица на поверхности плода; у – устьице с перистоматическим кольцом в увеличенном виде).

Обозначения: *пк* – перистоматические кольца, *у* – устьица, *ч* – чечевичка

Fig. 2. Fragments of the surface of fruits from Maloideae under SEM: а-в – *Malus domestica* Borkh.

(а, б, в – general appearance with waxy and cuticular deposits and a stoma on the fruit surface, cvs. ‘Renet Simirenko’ and ‘Melba’); д, жс – *Pyrus communis* L. (д – general appearance; жс – a lenticel on the fruit surface); з, з', у – *Cydonia oblonga* Mill. (з – general appearance; з' – numerous stomata on the fruit surface; у – a stoma with a peristomatic ring, magnified).

Keys: *пк* – peristomatic rings, *у* – stomata, *ч* – lenticel

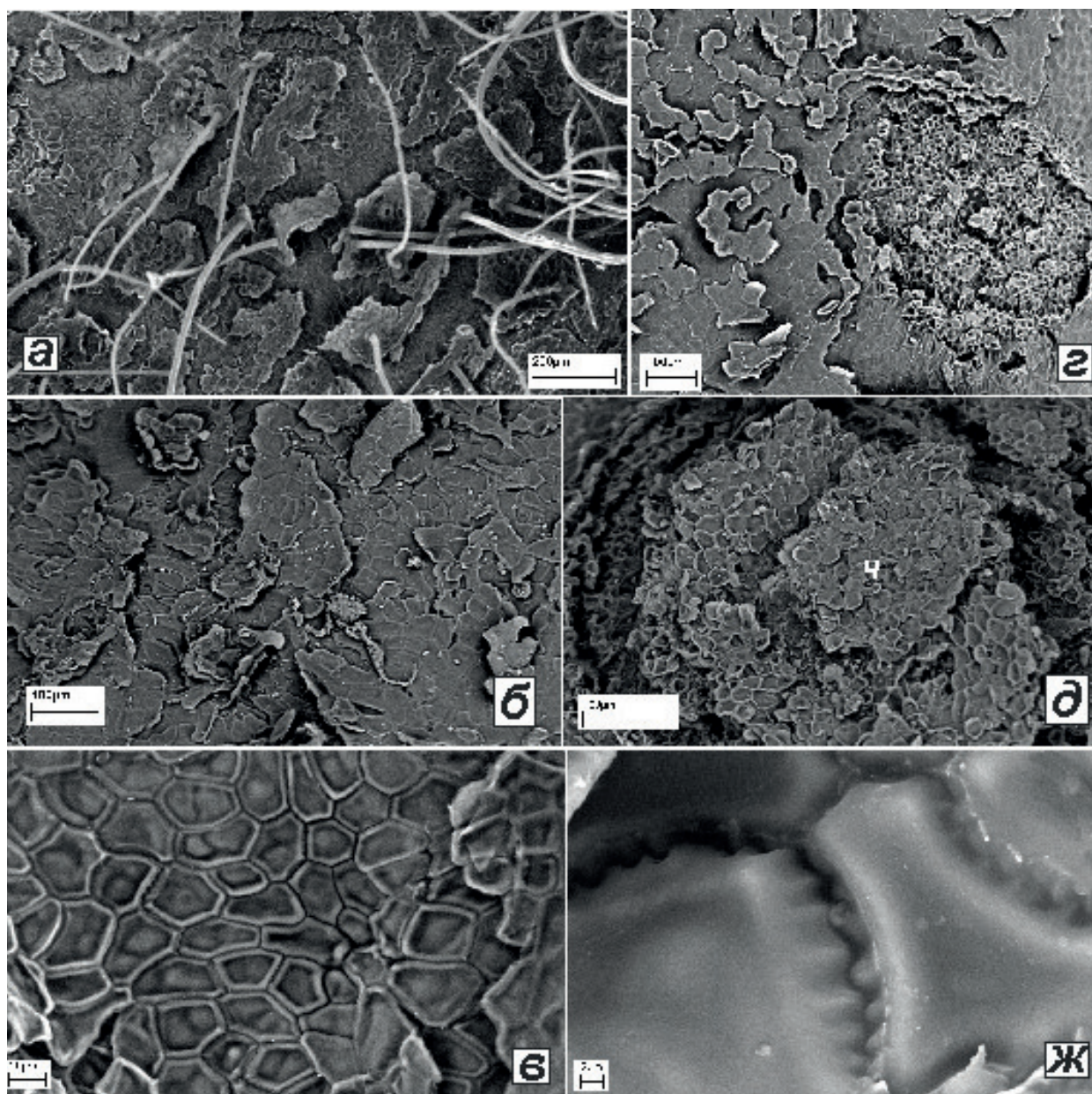


Рис. 3. Поверхность плода *Mespilus germanica* L. в СЭМ: а, б – фрагменты отслаивающейся поверхностной ткани и волосков; г, д – чечевички; в, ж – увеличенный фрагмент ткани после сдувания самых поверхностных клеток. Обозначения: ч – чечевичка

Fig. 3. Surface of the fruit of *Mespilus germanica* L. under SEM: а, б – fragments of flaking surface tissue and hairs; г, д – lenticels; в, ж – magnified fragment after dehulling the upmost surface cells.

Keys: ч – lenticel

то есть вследствие высокого поверхностного натяжения водяные капли могут касаться только внешних кромок кутикулярных гребней и легко скатываются с эпидермы.

Таким образом, в результате проведенного СЭМ-скрининга поверхности листьев можно заключить, что для яблоневых (Maloideae) характерны гипостоматные листья со специфической кутикулярной складчатостью, определяющей разнообразие микроморфологии поверхности листьев.

Ультраскульптура поверхности плодов. С помощью СЭМ также проанализирована ультраскульптура поверхности плодов *Malus*, *Pyrus*, *Mespilus* и *Cydonia* (рис. 2, 3). При исследовании поверхности плодов яблони сортов 'Ренет Симиренко' и 'Мелба', которые различаются временем созревания (позднеспелый и раннеспелый, соответственно),

нами обнаружены некоторые различия в деталях строения мощности кутикулярного и воскового покрова. Специфика ультраскульптурной организации поверхности плодов разных сортов яблони *M. domestica*, в том числе сортов 'Мелба' и 'Ренет Симиренко', была описана подробно в более ранних наших работах (Kumachova, Melikyan, 1989; Kumachova, 2003). Установлено, что сорта яблони различаются спецификой отложения эпикутикулярного воска и толщиной кутикулы. Показано, что увеличение продолжительности периода созревания плодов приводит к увеличению толщины кутикулы.

У раннеспелых сортов кутикула тонкая ($10,1 \pm 0,3$ мкм) и более рыхлая, в ней слабо выражена внутренняя зона. У позднеспелых сортов кутикула значительно толще ($18,2 - 21,4 \pm 0,4$ мкм), структура более сложная, в ней четко выра-

жены внутренняя и наружная зоны. При этом независимо от срока созревания плодов наружная тангенциальная стенка клеток эпидермы значительно толще, чем внутренняя, и она имеет более сложное строение, специфичное для каждого сорта. Более мощные восковые отложения отмечены на поверхности плодов позднеспелых сортов. В данной работе приведены электронные микрографии поверхности плодов этих сортов (рис. 2, а–в), в которых видно, что кутикулярные и восковые отложения у последних более мощные и плотные, чем у раннеспелого сорта 'Мелба'. Если на поверхности плода раннеспелого сорта 'Мелба' можно обнаружить устьица (рис. 2, в), то у позднеспелого сорта 'Ренет Смирненко' это затруднено, поскольку устьичные клетки сильно погружены и щели между ними забиты мощными наплывами кутикулы и воска (рис. 2, а). В СЭМ на поверхности плодов обеих сортов *P. communis* ('Нарт', 'Кабардинка') отмечается довольно плотная пластинчатая кутикула и многочисленные чечевички (рис. 2, б, ж). По нашим данным, для плодов *Malus* и *Pyrus* характерен мощный сплошной кутикулярный покров толщиной 13,7±2,7 и 11,5±1,6 мкм соответственно.

Поверхность плодов *C. oblonga* тоже покрыта мощным кутикулярным покровом в виде плотных пластинок (рис. 2, з), при этом он на 80% толще (22,6±4,0 мкм), чем у яблони и груши. Кроме того, на поверхности плода *C. oblonga* в СЭМ среди клеток эпидермы нами обнаружены многочисленные крупные устьица, аналогичные листовым (рис. 2, г, и), с перистоматическими кольцами и валиками кутикулярной природы, а также чечевички на разных стадиях развития (рис. 2, з). Длина и ширина устьичных клеток составляла 37,4±5,7 и 24,1±3,4 мкм соответственно, а площадь каждого устьица – 696,5±5,9 мкм². Немногочисленные чечевички на поверхности плодов разных сортов яблони (*M. domestica*) обнаружены и описаны нами в более ранних работах (Kumachova, 2003; 2011), где было отмечено, что чечевички в СЭМ имеют вид слегка приподнятого массива, выступающего над поверхностью плода в виде «усеченного конуса», вершина которого в некоторых случаях представляет собой «жерло». На поперечном срезе чечевички имеют вид двояковыпуклой линзы, в этих участках наружная ткань разорвана, а под заполняющей тканью различимы феллоген и феллема. Излучение во флуоресцентном микроскопе диффузного синеватого света в области чечевичек, по мнению авторов, свидетельствует о химических изменениях в стенках клеток заполняющей ткани (Kumachova, 2011).

Поверхность зрелого плода *M. germanica* имеет видоспецифический характер; она лишена сплошного слоя кутикулы и восковых отложений, при этом большая часть

плода покрыта отшелушивающимися пробковыми клетками, а также многочисленными волосками (рис. 3, а, б). Как известно, образование сплошных суберинизированных поверхностных тканей, в частности пробки, характерно для осевых органов (стебель, корень). Можно полагать, что интенсивная суберинизация клеточных стенок покровных тканей и перманентно слущивающаяся поверхность плодов *M. germanica* является компенсаторной на отсутствие барьерных структур, в частности сплошного кутикулярного покрова и восковых отложений. Как нам представляется, в отличие от плодов *Malus*, *Pyrus* и *Cydonia*, у которых перидерма образуется только в области чечевичек, у *M. germanica* после формирования чечевички феллоген (пробковый камбий) закладывается по всей окружности плода, смыкаясь с феллогеном чечевички (рис. 3, а–д). Для более детального обсуждения продолжительности жизни первичной покровной ткани (эпидермы) и ее смены на пробковую, что отмечено у плодов *M. germanica* (рис. 3, в, ж), необходимо изучить развитие перикарпия, что и будет предметом последующих работ.

Заключение

Как показало проведенное исследование, листья представителей Maloideae (*Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*, *Mespilus*) гипостоматные, устьица расположены только на абаксиальной стороне пластинки. Адаксиальная и абаксиальная эпидермы отличаются по своему составу и функциям. Наряду с собственными покровными клетками в состав абаксиальной эпидермы входят устьичные клетки и клетки образующие трихомы. Поверхностные структуры листьев включают образования кутикулярной природы, имеющие разную специфику формирования микрорельефа, обусловленную прежде всего функциональной нагрузкой самой эпидермальной ткани, а также в какой-то степени условиями внешней среды.

Для плодов Maloideae характерны видоспецифические признаки – это, прежде всего, толстостенные, сильно кутинизированные (*M. domestica*, *P. communis*, *C. oblonga*) и суберинизированные (*M. germanica*) поверхностные ткани – эпидерма и пробка соответственно. Среди клеток эпидермы имеются устьица, чечевички и волоски (*M. domestica*, *P. communis*, *C. oblonga*). Устьиц и волосков значительно больше на поверхности плода *C. oblonga*, а чечевичек – у *P. communis* и *M. germanica*. По нашему мнению, микроморфологические особенности поверхности покровных тканей листьев и плодов могут обуславливать формирование устойчивости не только к абиотическим, но и биотическим стрессорам.

References/Литература

- Atsii Dzh. (1959) Agricultural ecology (Selskokhozyaystvennaya ekologiya). Moscow: IL, 459 p. [in Russian] (Атси Дж. Сельскохозяйственная экология. М.: ИЛ. 1959. 459 с.).
- Baskakova V. L. (2017) Development of quince cultivars for industrial horticulture (Sozdaniye sortov ayvy dlya promyshlennogo sadovodstva). *Collect. of Scient. Works of the Main Bot. Garden. (Sbornik nauchnykh trudov GRBS)*, vol. 144(1), pp. 98–102 [in Russian] (Баскакова В. Л. Создание сортов айвы для промышленного садоводства // Сборник научных трудов ГРБС. 2017. Т. 144. Ч. 1. С. 98–108).
- Dilcher D. L. (1974) Approaches to the identification of angiosperm leaf remains, *Bot. Rev.*, vol. 40, no. 1, pp. 1–157.
- Ganeva T., Uzunova K. (2010) Comparative leaf epidermis study in species of genus *Malus* Mill. (Rosaceae). *Botanica Serbica*, vol. 34, pp. 45–49.
- Kamelin R. V. (2006) Rose family (Rosaceae) (Rozotsvetnyye (Rosaceae)). Barnaul: ASU, 100 p. [in Russian] (Камелин Р. В. Розоцветные (Rosaceae). Барнаул: АГУ, 2006. 100 с.).
- Kashtanov A. N., Lisetsky F. N., Shebs G. I. (1994) Fundamentals of landscaping and environmental agriculture (Osnovy landshaftno-ekologicheskogo zemledeliya). Moscow, 128 p. [in Russian] (Каштанов А. Н., Луцевский Ф. Н., Шевбс Г. И. Основы ландшафтно-экологического земледелия. М., 1994. 128 с.).
- Kochetova N. I., Kochetov Ju. V. (1982) Adaptive properties of surfaces in plants (Adaptivnyye svoystva poverkhnosti rasteniy). Moscow, 176 p. [in Russian] (Кочетова Н. И., Кочетов Ю. В. Адаптивные свойства поверхности растений. М., 1982. 176 с.).
- Kolomeychenko V. V., Petelko A. I., Krupchatnikov A. I. (2000) Sustainable utilization of hillside lands (Ratsionalnoye ispolzovaniye sklonovykh zemel). Orel, pp. 228–251 [in Russian] (Коломейченко В. В., Петелько А. И., Крупчатников А. И.

- Рациональное использование склоновых земель. Орел. 2000. С. 228–251.
- Kumachova T. Kh. (2003) Some specific features in the fruit anatomy of *Malus domestica* (Rosaceae) depending on the altitude of cultivation in the mountains. *Botanical Journal (Botanicheskiy zhurnal)*, vol. 88, no. 6, pp. 75–84 [in Russian] (Кумахова Т. Х. Некоторые особенности анатомии плодов *Malus domestica* (Rosaceae) в зависимости от высоты культивирования в горах // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 6. С. 75–92).
- Kumachova T. Kh. (2011) Some specific features on histogenesis in the fruits of *Malus domestica* (Rosaceae) depending on the altitude of cultivation in the mountains (Nekotorye osobennosti gistogeneza plodov *Malus domestica* (Rosaceae) v zavisimosti ot vysoty kultivirovaniya v gorakh). *Newsletter of the Timiryazev Agric. Acad. (Izvestia TSKhA)*, vol. 2, pp. 75–92 [in Russian] (Кумахова Т. Х. Некоторые особенности гистогенеза плодов *Malus domestica* (Rosaceae) в зависимости от высоты культивирования в горах // Известия ТСХА. 2011. Вып. 2. С. 75–92).
- Kumachova T. Kh., Melikan A. P. (1989) Ultrastructure of cuticles on fruits of various cultivars of *Malus domestica* (Rosaceae). *Botanical Journal (Botanicheskiy zhurnal)*, vol. 74, no. 3, pp. 328–332 [in Russian] (Кумахова Т. Х., Меликан А. П. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов яблони *Malus domestica* (Rosaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 328–332).
- Levina R. E. (1987) Fruit morphology and ecology (Morfologiya i ekologiya plodov). Leningrad: Nauka, 160 p. [in Russian] (Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.)
- Paurov A. A. (2011) Arrangement of microrelief folds on collateral cells of stomata in *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae) (Raspolzheniye skladok mikrorel'yefa na pobochnykh kletkakh ust'yits *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae)). *Bulletin of St. Petersburg University (Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta)*. ser. 3, *Biology (Biologiya)*. no. 2, pp. 39–44 [in Russian] (Пауров А. А. Расположение складок микро рельефа на побочных клетках устьиц *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae) // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2011. № 2. С. 39–44).
- Paurov A. A., Sapach Yu. O., Ivanova O. V., Krylova E. G. (2014) Leaf surface microrelief in flowering plants: stomatic rings and protrusions. *Botanical Journal (Botanicheskiy zhurnal)*, vol. 99, no. 6, pp. 625–640 [in Russian] (Пауров А. А., Сапач Ю. О., Иванова О. В., Крылова Е. Г. Микро рельеф поверхности листьев цветковых растений: устьичные кольца и выступы // Ботан. журн. 2014. Т. 99, № 6. С. 625–640).
- Shidakov R. S. (1991) Assortment of apple-tree cultivars and its improvement by breeding at the foothills of Northern Caucasus (Sortiment yabloni i sovershenstvovaniye ego putem selektsii v predgoryakh Severnogo Kavkaza). Nalchik: Elbrus, 303 p. [in Russian] (Шидиков Р. С. Сортимент яблони и совершенствование его путем селекции в предгорьях Северного Кавказа // Нальчик: Эльбрус, 1991. 303 с.).
- Stace C. A. (1965) Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.)*, no. 1, pp. 1–78.
- Stace C. A. (1984) The taxonomic importance of the leaf surface. *Syst. Assoc. Spec.* no. 25, pp. 67–94.
- Strasburger Je., Noll F., Shenk G., Shimper A. F. V. (2007) Botany. Vol. 1. Cell biology. Anatomy. Morphology (Botanika. T. 1. Kletochnaya biologiya. Anatomiya. Morfologiya) Moscow: Akademiya, 362 p. [in Russian] (Страсбургер Э., Нолль Ф., Шенк Г., Шимпер А. Ф. В. Ботаника. Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. М.: Изд. «Академия», 2007. 362 с.).
- Wu Han. (1985) Comparative observation on leaf anatomy and pollen of *Vernicia* Lour. and *Aleurites* J. R. et G. Forst. *Acta Phytotaxon.*, vol. 23, no. 3, pp. 188–191.

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

Для цитирования/How to cite this article

Кумахова Т. Х., Воронков А. С., Бабоша А. В., Рябченко А. С. Морфофункциональная характеристика листьев и плодов *Maloideae* (Rosaceae): а. Микроструктура поверхностных тканей. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019; 180(1): 105–112. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-105-112

Kumachova T. Kh., Voronkov A. S., Babosha A. V., Ryabchenko A. S. Morphofunctional characteristics of leaves and fruits in *Maloideae* (Rosaceae): a. Microstructure of surface tissues. Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 2019; 180(1): 105–112. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-105-112

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-105-112>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his or her employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest